

Aus der AG »Populationsökologie des Turmfalken«

## Populationsregulation des Turmfalken (*Falco tinnunculus*) in der Niederrheinischen Bucht

On the population ecology of the Kestrel (*Falco tinnunculus*)

Von Renate Kostrzewa

**Key words:** Population regulation, density, breeding success, weather factors, vole-rank, nesting habitat.

### Zusammenfassung

KOSTRZEWA, R. (1991): Populationsregulation des Turmfalken (*Falco tinnunculus*) in der Niederrheinischen Bucht. Ökol. Vögel 13: 137-157.

Von 1982-89 wurden in einem 100 km<sup>2</sup> großen Gebiet zwischen Köln und Bonn 98 Turmfalkenpaare untersucht. Im Mittel waren pro Jahr 12,3 territoriale Paare anwesend. Ziel der Untersuchung war, aus den Einzelergebnissen eine modellhafte Vorstellung über die Populationsregulation der Turmfalken in der Niederrheinischen Bucht zu entwickeln (Abb. 8).

Die standorttreuen territorialen Paare (98 TP) werden im wesentlichen durch die Wintertemperatur (Januar-März) und die Dauer der Schneedecke beeinflusst (Abb. 1). Eine erhöhte Sterberate durch Nahrungsmangel und Verhungern reduziert ihre Zahl.

Ein Teil der Population verbleibt im Stadium des Nichtbrütens (Abb. 2), wofür die Apriltemperatur sowie die Nahrungsmenge und -erreichbarkeit verantwortlich gemacht werden können.

Die Zahl der Brutpaare ist ebenfalls von der Wintertemperatur und der Nahrung abhängig (Abb. 1). Für den Bruterfolg sind drei Faktoren entscheidend: die Frühsommerwitterung, insbesondere die Mai-Junitemperatur (Abb. 7), die Nahrung sowie die Qualität des Brutplatzes (Tab. 4). Das Bruthabitat spielt eine geringere Rolle.

Intraspezifische Konkurrenz oder eine dichteabhängige Regulation wirken sich weder auf die Zahl der territorialen Paare oder deren Reproduktion (Abb. 5) aus.

### Summary

KOSTRZEWA, R. (1991): On the population ecology of the Kestrel (*Falco tinnunculus*). Ecol. Birds 13: 137-157. The study area, where the longterm population study (1982-89) was carried out, is situated near Cologne and Bonn on the westside of the river Rhine. The area covers 100 km<sup>2</sup> of mixed farmland, some parts of woodland area and the city of Brühl.

Population study methods were described and discussed in earlier papers (KOSTRZEWA 1985, 1988, KOSTRZEWA & KOSTRZEWA 1990).

---

Anschrift der Verfasserin:

Dr. Renate Kostrzewa, Bonnstraße 63, D-5040 Brühl 1

## Population ecology

The number of territorial pairs (TP) ranged from 9 to 17 ( $\bar{x}$  = 12,3 TP/100 km<sup>2</sup>, Fig. 1) in 1982-89. Kestrels were sedentary in our area. Their numbers were regulated by winter temperature (January-March) and days with snowcover during winter (Fig. 1). During hard winters losses were assumed to be due energy shortage and starvation, as could be shown by ring recoveries from the northern part of Germany including the study area.

A part of the population studied remained as non-laying pairs (Fig. 2) which held longterm territories throughout the breeding season in the study area. Their numbers were dependent on April temperature, food resources and food availability. Poor weather and food conditions prevent some pairs from laying. The number of pairs that started laying were related to winter temperature and food resources (Fig. 1). Whether these pairs were successful or not were dependent on three factors: (1) weather, especially temperature during May and June (i. e. hatching and rearing young) (Fig. 7), (2) vole numbers and (3) the »quality« of the nesting site (Tab. 4). 1 and 2 correlated with hunting success and food provisioning of the young. The quality of the nesting site was determined by the base and height of the site. In small cavities more young died by accident than in more spacious places ( $r_s = -0,6$ ;  $p < 0,002$ ,  $n = 22$ ).

The surrounding habitat was less important for breeding success. Different nesting habitats (= nest sites with surrounding landscape) were calculated to measure influence on breeding performance. The following trends appeared from correlations: (1) laying date was earlier in builtup areas and villages than in mixed farmland. (2) Clutch size was negatively correlated with proportion of farmland and open area. These trends could also be found for number of hatched and fledged young (Tab. 4).

I found neither evidence for intraspecific competition nor for a density dependent regulation. The correlation between number of territorial pairs and reproductive success (fledged young/TP) was not significant.

From all factors tested, a model incorporating all informations available on population ecology of the local Kestrel population was developed (Fig. 8). This model is similar to that of VILLAGE (1990) for an »English farmland« population. As far as I can judge from my limited knowledge of his area it is quite similar to mine. The difference is in its nesting site. The English farmland Kestrels tend to breed in treeholes, mine in cavities in buildings or other man made structures.

## Inhalt

1. Einleitung .....	138
2. Untersuchungsgebiet und Methoden .....	139
3. Ergebnisse .....	140
3.1 Bruthabitat .....	140
3.2 Brutplatz .....	141
3.3 Dichte und Brutzeitpopulation .....	142
3.4 Brutbiologie .....	142
3.5 Regulierende Faktoren für Dichte und Bruterfolg .....	145
3.6 Modell der Populationsregulation .....	150
4. Diskussion .....	151
4.1 Vergleich der Populationsregulation in Mittel- und Nordeuropa .....	155
Literatur .....	156

## 1. Einleitung

Bei Greifvögeln und Eulen sind langfristige Populationsuntersuchungen mit ökologischer Fragestellung eher die Ausnahme als die Regel (z. B. EXO 1987 für Steinkauz-*Athene noctua*; KOPRIMÄKI 1981 für Rauhfußkauz-*Aegolius funereus*; KOSTRZEWA & KOSTRZEWA 1988 für neun Greifvogelarten; SOUTHERN 1970 für Waldkauz-*Strix*

*aluco*). Modellhafte Vorstellungen über die Populationsregulation bei Greifvögeln entwickelten besonders NEWTON & MARQUISS (1986 sowie NEWTON 1988) am Sperber *Accipiter nisus*, in Teilaspekten VILLAGE (1989) für Turmfalken sowie A. KOSTRZEWA (1987a) für Wespenbussarde (*Pernis apivorus*). Diese Untersuchungen konzentrierten sich erstmalig auf genaue Analysen der Populationsentwicklung in Verbindung mit allen denkbaren und methodisch faßbaren exogen und endogen beeinflussenden Faktoren, wie Nahrungsangebot und -erreichbarkeit, Witterungseinflüsse, Habitat und auch der individuellen Fitness (vgl. NEWTON 1986).

Grundvoraussetzung für die vorliegende Untersuchung war die langjährige Analyse (1982-89) einer Population von territorialen Turmfalken-Paaren und ihrer Brutbiologie. In acht Jahren sind 98 Paare mit 309 Jungen untersucht worden. Folgende Fragestellungen wurden eingehender bearbeitet:

1. Welche Faktoren regeln Ansiedlung, Brut und Bruterfolg?
2. Kann man unter Berücksichtigung der gewonnenen Ergebnisse ein Modell der Populationsregulation des Turmfalken entwickeln?

## 2. Untersuchungsgebiet und Methoden

Das 100 km<sup>2</sup> große Untersuchungsgebiet liegt in der Niederrheinischen Bucht zwischen Köln und Bonn. 16,3% Bebauung, 26,5% Wald, der überwiegend auf dem Villerücken stockt, 46,1% landwirtschaftliche Fläche mit Wirtschaftswegen und 11% Gartenbau herrschen vor.

Naturräumlich gliedert es sich in drei Teilräume (nach MÜLLER-MINY 1961): die Köln-Bonner-Terrassen-Ebene (55-70 m ü. NN), die Ville (90-160 m ü. NN) und die Zülpicher Börde (80-150 m ü. NN).

Diese Landschaft ist durch intensive industrielle und landwirtschaftliche Nutzung geprägt. Große Ackerblöcke mit Weizen und Zuckerrübenanbau überwiegen. Die Ostabdachung der Ville, das »Vor-gebirge«, stellt dagegen eine intensiv genutzte Gartenbaulandschaft dar, in der hauptsächlich Gemüse und Zierblumen angebaut werden.

Klimatisch liegt die Niederrheinische Bucht im Wind- und Regenschatten der Nordeifel und des Hohen Venns. Die mittlere wirkliche Lufttemperatur beträgt 9°C, die durchschnittlichen Niederschläge liegen bei 650-700 mm pro Jahr (Deutscher Wetterdienst 1960).

Zur Analyse der Turmfalkenbestände und ihrer Brutbiologie wurden Methoden verwandt, die bereits in KOSTRZEWA (1985) beschrieben worden sind. Untersucht wurden territoriale Paare (=TP), die mindestens während der Brutzeit ein Territorium innehaben. Diese setzen sich zusammen aus nichtbrütenden Paaren (=NBP) und begonnene Bruten (=BP).

Mit Hilfe von Wetterdaten der Wetterstation Elsdorf wurden Berechnungen zur Populationsentwicklung und zum Bruterfolg durchgeführt. Daten über Mäusehäufigkeiten im Untersuchungsgebiet steuerte das Pflanzenschutzamt bei. Diese Daten wurden mit eigenen Erhebungen in den Falkennestern verglichen und eine Mäuserangzahl erstellt, wobei Rang 1 = Jahre mit wenig Mäusen, Rang 3 = viele Mäuse und Rang 2 = alle intermediären Jahre bezeichnet.

Zur Habitatbeschreibung wurde um jeden Horst als Mittelpunkt ein kreisförmiger Plot (= Meßfläche) von 50 ha ( $r=400$  m) auf topographischen Karten (1:25.000) vermessen. Die Nearest-Neighbour-Distance (NND) in meinem Gebiet betrug  $\bar{x}=1900$  m (1983-87, range: 1650 m-2250 m), das entspricht einem Radius  $\bar{x}=950$  m. VILLAGE (1983a) gibt NND's von 500-900 m in Eskdalemuir (Südschottland) an ( $r=250-450$  m). Vermessene Home Ranges sind wesentlich größer, diese überlappen sich aber gegenseitig stark. Beim Turmfalken können zudem Brutort und Jagdgebiet bis 2,5 km weit auseinander liegen (KURTH 1970). Der gewählte 50 ha Plot stellt daher eine Kernfläche mit dem Nest als Aktivitätszentrum innerhalb des Home Range dar. Für die landschaftsökologische Auswertung sind die Variablen BEBALAND (= bebaute Landschaft/Siedlung), OFFELAND (= offene Landschaft/Agrarbereich), WALDLAND (= bewaldete Landschaft/Forstwirtschaft), OFFEWALD (= Streuobstwiesen und Obstkulturen), WIESEN (= Grünland) und SONSTIGE (= Gewässer, Gräben usw.) in den 50 ha Plots

planimetriert worden. OFFSUMME addiert sich aus OFFELAND, OFFEWALD und WIESEN. Damit nicht individuelle Unterschiede einzelner Paare die Ergebnisse beeinflussten, wurde jeder Horst nur einmal gewertet (cf. MOSHER et al. 1987), wobei z. B. verschiedene Nischen an einer Kirche als ein Brutplatz angesehen worden sind.

## Dank

Folgenden Damen und Herren sowie Institutionen bin ich zu Dank verpflichtet: allen Personen, die mir Zutritt zu ihren Grundstücken und Gebäuden gestatteten; die Straßenverkehrsämter des Erftkreises und der Stadt Bornheim erteilten Fahrgenehmigungen; vom Wetteramt Essen erhielt ich Daten der Station Elsdorf; das Pflanzenschutzamt in Bonn (Dr. GREIB) gewährte Einblick in Unterlagen über Mäusehäufigkeiten; Herr JAKOBI (Zoologisches Institut) fertigte zahlreiche Abbildungen an; die Vogelwarte Helgoland stellte langjährige Mortalitätsdaten zur Verfügung. Bei mehreren Treffen in England, Schottland, Israel und Deutschland fand ich in Dr. ANDREW VILLAGE und Dr. IAN NEWTON rege Diskussionspartner. Für die Hilfe bei der Beringung, der Einweisung in die Nutzung der Großrechenanlage und kritische Diskussionsbeiträge möchte ich mich besonders bei meinem Mann, Dr. ACHIM KOSTRZEWA, bedanken.

## 3. Ergebnisse

### 3.1 Bruthabitat

Die Wahl des Bruthabitates wird in Tab.1 beschrieben. Besiedelte- und offene Landschaft (BEBALAND und OFFELAND) wiesen im Mittel etwa die gleichen Flächenanteile auf. Wald, Obstwiesen und Gebüsche (WALDLAND und OFFE-

Tab. 1. Bruthabitat- und Brutplatzbeschreibung. Description of nesting sites and of 50 ha habitat plots around the nesting site. Abbreviations:  $\pm$ SD = standard deviation, coef. var. = coefficient of variation.

Variablen Variable	Mittelw. mean values	$\pm$ SD	St. fehler st. error	Var. koef. coef. var	Min.	Max.	n
<b>Bruthabitat</b>							
BEBALAND	17,5	17,4	3,80	0,99	0,5	50,0	21
OFFELAND	20,9	18,0	3,93	0,86	0,0	46,0	21
WALDLAND	6,0	9,0	1,97	1,50	0,0	33,0	21
OFFEWALD	3,2	5,3	1,15	1,64	0,0	15,3	21
WIESEN	1,6	3,5	0,76	2,15	0,0	15,0	21
SONSTIGE	0,5	1,0	0,22	2,08	0,0	4,2	21
<b>Brutplatz</b>							
HÖHE ü. NN.	110,0	39,1	8,53	0,35	60,0	155,0	21
HORSTHÖHE	11,3	7,5	2,38	0,67	4,0	30,0	10
GRUNDFLÄCHE	28,5	28,5	10,08	1,00	12,3	98,6	8
RAUMINHALT	173,8	268,9	95,07	1,55	36,8	836,1	8

WALD) hatten merklich weniger Bedeutung, nur bei drei Brutplätzen nahm die Waldfläche  $\geq 10$  ha ein. Wiesen und Gewässer (SONSTIGE) spielten in dem intensiv agrarisch genutzten und stark besiedelten Gebiet nur eine untergeordnete Rolle.

Betrachtet man die Bruthabitate im einzelnen, dann kann man zwei Typen unterscheiden: einen mit hohem Bebauungsanteil inmitten einer Siedlung und im Gegensatz dazu einen mit großem Flächenanteil an offener Landschaft, wo der Horst an einem Gebäude z. B. einer Scheune innerhalb der Agrarlandschaft liegt.

### 3.2 Brutplatz

Höhe ü.NN, Horsthöhe, Grundfläche und Rauminhalt kennzeichnen den Brutplatz (Tab.1). Die Horsthöhe variierte mit 4 bis 30m sehr stark, da einerseits Kirchtürme, andererseits niedrige Scheunen genutzt worden sind.

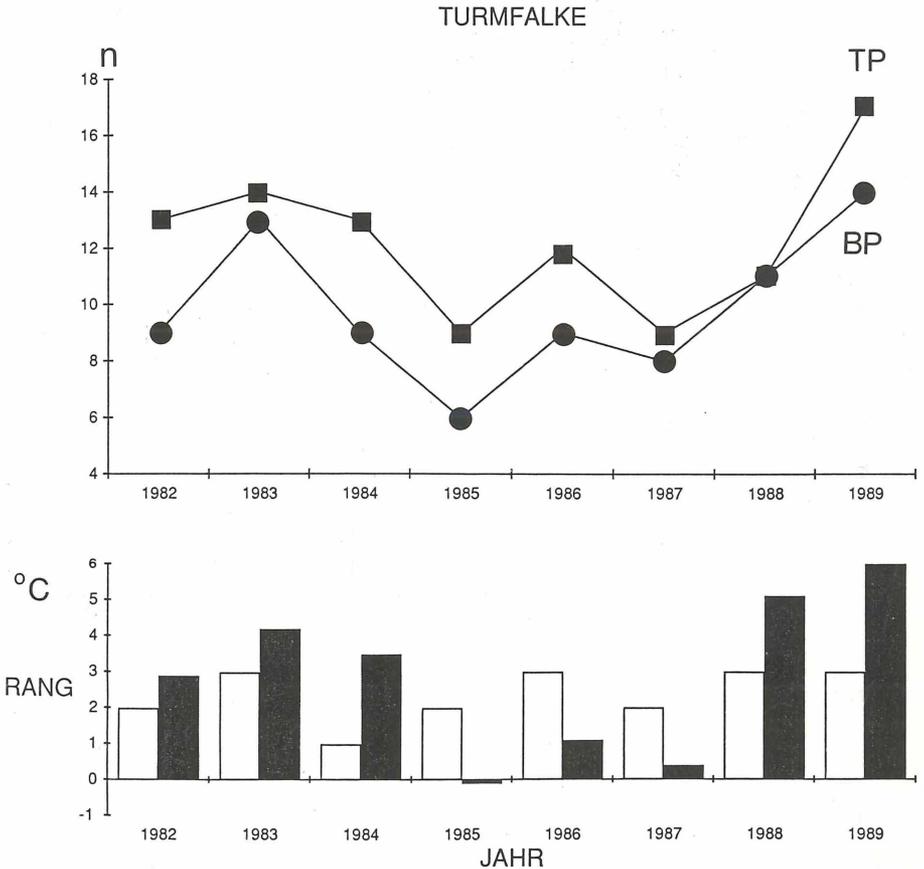
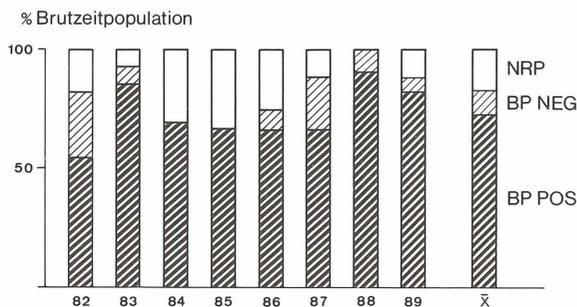


Abb. 1. Zahl der territorialen Paare (TP) und der begonnenen Bruten (BP). Die weißen Säulen geben die Mäuserangzahl (MR) an (3 = Jahre mit vielen Mäusen, 2 = intermediäre Jahre, 1 = sehr wenig Mäuse), die schwarzen Säulen die Wintertemperatur (WT) der Monate Januar-März. Number of territorial pairs/100 km<sup>2</sup> (TP) and laying pairs (BP). White columns present vole-rank (MR) (3 = peak vole year, 2 = intermediate year, 1 = low vole year), black columns mean wintertemperature (January-March). Spearman Rangkorrelationen: Territoriale Paare (TP) – Wintertemperatur (WT)  $r_s = 0,75$ ;  $p < 0,02$ ; TP-MR  $r_s = 0,32$ ; n. s.; Begonnene Bruten (BP) – Wintertemperatur (WT)  $r_s = 0,95$ ;  $p = 0,001$ ; Begonnene Bruten (BP) – Mäuserang (MR)  $r_s = 0,68$ ;  $p = 0,03$ .

### 3.3 Dichte und Brutzeitpopulation

Die Dichte der territorialen Paare variierte in einem Zeitraum von acht Jahren zwischen 9-17 TP/100 km<sup>2</sup> (Abb. 1). Von 1982 bis 84 war die Population mit 13-14 TP/100 km<sup>2</sup> stabil; danach kam es bis 1987 zu einem Rückgang zum Minimum von 9 TP/100 km<sup>2</sup>. In den letzten beiden Jahren erholte sich der Bestand zunächst langsam und stieg 1989 auf den neuen Höchstwert von 17 TP/100 km<sup>2</sup>.



Betrachtet man die Zusammensetzung der jährlichen Brutzeitpopulation (Abb. 2), findet man, daß 67-100% der anwesenden Paare einen Brutversuch starteten und davon wiederum 55-91% erfolgreich waren. Der Anteil der erfolglosen Paare schwankte von 0-27% und war damit etwa ebenso groß wie der der Nichtbrüter (0-30%). Auffällig waren die Jahre 1983, 88 und 89 mit ihrem besonders hohen Anteil an erfolgreichen Brutpaaren.

### 3.4 Brutbiologie

In acht Jahren wurden 98 Paare untersucht, von denen 80 Brutnachweise erbracht werden konnten. Der mittlere Brutbeginn als Datum des Vollgeleges der Einzelwerte aller Jahre war der 29. April (119. Kalendertag). Die Jungen schlüpften im

Tab. 2. Termine für Vollgelege und Schlupf (in Kalendertagen). Date (day of year) for completed clutches and hatch.

Jahr year	Median	Termin Vollgelege/clutch completed			range	Schlupf/hatch Mittelwert mean values
		Mittelwert mean values	± SD	Min.-Max. Date		
1982	zu wenige Daten					
1983	119	121	5,67	24.4.-11.5.	17	150
1984	130	127	13,37	17.4.-31.5.	44	154
1985	127	126	6,18	26.4.-12.5.	16	151
1986	120	122	5,70	26.4.-11.5.	15	153
1987	121	124	12,56	22.4.-20.5.	28	139
1988	112	110	7,84	9.4.-30.4.	21	142
1989	111	115	13,87	8.4.-12.5.	34	

Mittel am 28. Mai (148. Kalendertag). Einschließlich eines besonders späten Geleges Ende Mai erstreckte sich die Legephase über zwei Monate, die Jungen schlüpften in einem Zeitraum von 53 Tagen.

Für einzelne Jahre dagegen fallen deutliche Unterschiede auf (Tab. 2): Die Mediane für den Termin des Vollgeleges schwankten um drei Wochen vom 21. April (111. Kalendertag) bis 10. Mai (130. Kalendertag). 1988 und 89 wurde sehr früh gelegt ( $\bar{x} = 112.$ , 111. Kalendertag), 1984 dagegen sehr spät ( $\bar{x} = 130.$  Kalendertag). Mittelwerte und Spannen können Tab. 2 entnommen werden.

Die mittlere Gelegegröße aller Jahre betrug 5,45 Eier/Gelege ( $n = 40$ ). Außerdem ließ sich ein Kalendereffekt feststellen: frühe Gelege waren signifikant größer ( $r_s = -0,39$ ;  $p = 0,02$ ;  $n = 32$ ) und es flogen aus ihnen mehr Junge aus (Abb. 3).

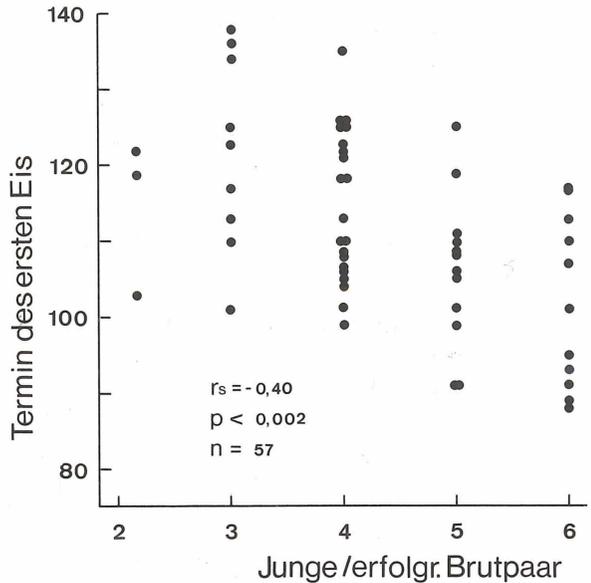


Abb. 3. Korrelation zwischen Junge/erfolgreichem Brutpaar und Termin des ersten Eis. — Correlation between fledged young/successful pair and date of the first egg.

Wie bei den Legeterminen gab es auch bei den weiteren brutbiologischen Werten, die in Abb. 4a-d zusammengestellt sind, deutliche Schwankungen in einzelnen Jahren. Besonders 1986, 88 und 89 traten überdurchschnittlich große Gelege auf (Abb. 4a) 1982, 83, 86, 88 und 89 brachten erfolgreiche Brutpaare mehr als vier Junge zum Ausfliegen (Abb. 4b). Die Gesamtzahl der ausgeflogenen Jungen, d.h. die Produktivität in der 100 km<sup>2</sup> großen Probefläche wies Spitzenwerte für die Jahre 1983, 86, 88 und 89 auf (Abb. 4c). Bezieht man dies auf die Zahl der territorialen Paare (Abb. 1), erhält man die Reproduktionsrate als gleichsinnig verlaufende Kurve mit Spitzen in den gleichen Jahren (Abb. 4d).

Die höchste Gelegegröße (Abb. 4a) und die meisten Jungen/erfolgreichem Brutpaar (Abb. 4b) traten 1986 auf. Da im gleichen Jahr der Prozentanteil positiver Bruten geringer als beispielsweise 1983 war (Abb. 2), konnte die Produktivität (Abb. 4c) und

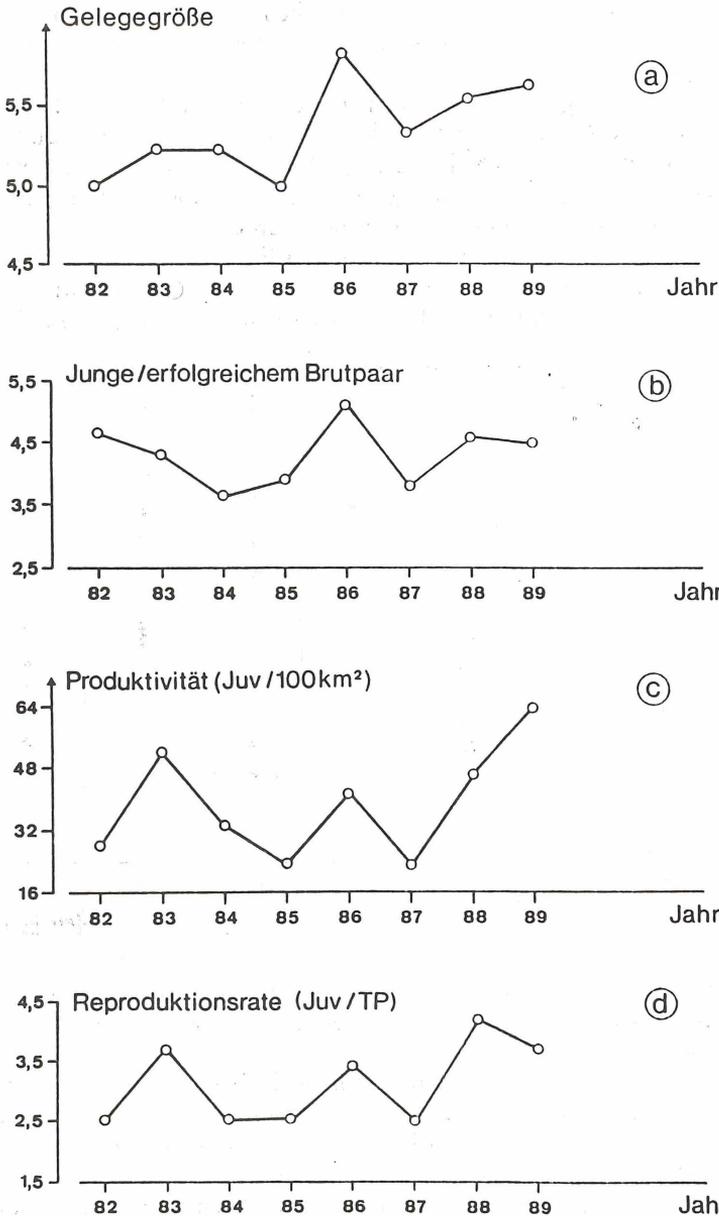


Abb. 4. Gelegegröße, Junge/erfolgreichem Brutpaar, Produktivität und Reproduktionsrate in einzelnen Jahren. — Clutch size, fledged young/successful pair, fledged young/100 km<sup>2</sup> and fledged young/territorial pair in different years.

die Reproduktionsrate (Abb. 4d) nicht diese Spitzenwerte aufweisen. Die höchste Zahl der Jungen/territorialem Paar (Abb. 4d) wurde mit 4,2 1988 erreicht, in dem einzigen Jahr als alle Paare nach dem ersten milden Winter zur Brut schritten (Abb. 2).

Die jährlichen Verluste (Eier und Junge) betragen, soweit mit dem Kontrollschema feststellbar,  $\bar{x} = 15,3\%$  (8,7-22%) und sind als Minimum anzusehen.

### 3.5 Regulierende Faktoren für Dichte und Bruterfolg

#### Regulation der Turmfalken-Dichte

Hohe Dichten führen in der Regel zu einer gleichmäßigen Verteilung der Paare über das Habitat. Bei einer Dichtebegrenzung durch Territorialität sollte außerdem auf ein Jahr mit hohem Bestandszuwachs eine Senkung der Paarzahl erfolgen. Dies trifft nur scheinbar in den Jahren 1982-87 für die hiesige Turmfalken-Population zu. Der nachfolgende Anstieg bis auf 17 Paare, sowie einige andere Hinweise, wie jahresweise nicht genutzte Brutplätze, eine nicht regelmäßige Verteilung der Paare über das Habitat (G-Test nach BROWN & ROTHERY 1978:  $G = 0,47$ ; n. s.) und auch der Test auf dichteabhängige Regulation ( $r = -0,62$ ;  $df = 5$ ; n. s.) nach NEWTON & MARQUISS (1986) lassen den Schluß zu, daß die untersuchte Population sich bisher nicht durch Territorialität selbst reguliert, sondern durch andere Faktoren reguliert wird (s. u.).

#### Keine dichteabhängige Regulation des Bruterfolgs

Greifvogelpopulationen, die durch die Zahl der potentiellen Brutplätze und intra-spezifisches Territorialverhalten in ihrer Individuenzahl begrenzt sind, zeigen häufig eine dichteabhängige Regulation des Bruterfolgs, d. h. sie senken ihre Reproduktionsrate bei erhöhter Dichte (vgl. für Habicht-*Accipiter gentilis* z. B. BÜHLER et al. 1987, LINK 1986; für Steinadler-*Aquila chrysaetos* HALLER 1982, für Sperber NEWTON 1986).

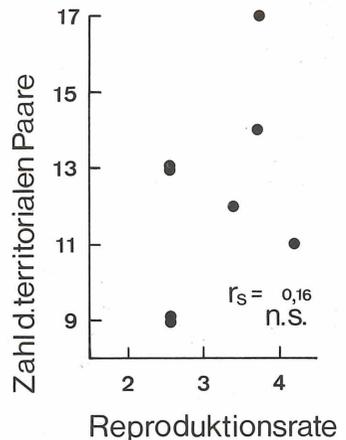


Abb. 5. Korrelation zwischen Zahl der territorialen Paare und Reproduktionsrate im selben Jahr. — Correlation between number of fledged young/territorial pair in the same year.

Für die hiesigen Turmfalken wurde dieser Zusammenhang getestet (Abb. 5). Es ließ sich feststellen, daß die Reproduktionsrate nicht durch die Dichte der territorialen Paare beeinflußt wurde.

## Witterungsverhältnisse im Winter und zur Brutzeit

### a. Im Winter

Die hiesige Turmfalken-Population erlitt signifikante Einbrüche nach den beiden sehr harten Wintern 1984/85 und 1986/87 (siehe Abb. 1). Berichte aus anderen Teilen Europas (z. B. CRAMP & SIMMONS 1980) scheinen dies zu bestätigen.

Um diesen Zusammenhang zu quantifizieren, wurde (1982-89) die Zahl der territorialen Paare und der begonnenen Bruten pro Jahr mit der Witterung des jeweils vorangegangenen Winters korreliert. Da die Monate Januar-Februar die kältesten Wintermonate in der Niederrheinischen Bucht sind und der März, der Monat vor der Brutzeit ist, wurde die mittlere Temperatur von Januar-März = (Wintertemperatur) sowie die Schneedecke im gleichen Zeitraum herangezogen (KOSTRZEWA & KOSTRZEWA 1991).

Die Zahl der territorialen Paare korrelierte signifikant positiv mit der Wintertemperatur (Abb. 1) und negativ mit den Tagen mit Schneedecke ( $r_s = -0,65$ ;  $p < 0,05$ ). 1988 war der Anstieg geringer als erwartet, da die Reproduktion im Vorjahr sehr niedrig gewesen war. Nach dem zweiten warmen Winter stieg dann die Paarzahl 1989 dramatisch auf 17 TP/100 km<sup>2</sup> an. Die Kausalität dieser Beziehung wird

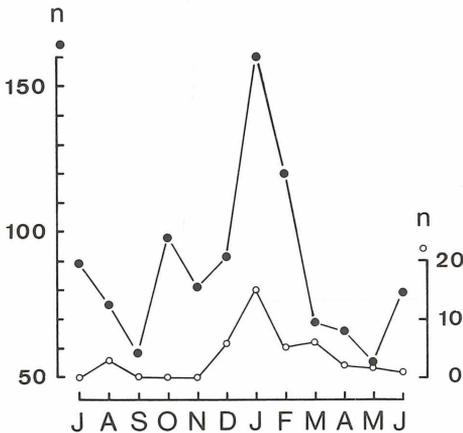


Abb. 6. Monatliche Wiederfunde von Turmfalken unabhängig von der Todesursache nach Daten der Vogelwarte Helgoland. Kestrel mortality according to monthly recoveries irrespective of death causes in the northern part of Germany 1909-87 ( $n = 1041$ ; ●). Der untere Teil der Graphik zeigt die monatliche Sterblichkeit verhungerner und unterkühlter Turmfalken. The lower graph shows monthly mortality, which is due to coldness and starvation (Euring code 74 and 76;  $n = 40$ ; ○).

weiterhin durch Mortalitätsdaten der Vogelwarte Helgoland wahrscheinlich gemacht (KOSTRZEWA & KOSTRZEWA 1991), die jeweils Mortalitätsgipfel für Januar bis Februar zeigen (Abb. 6). Die Zahl der begonnenen Bruten korrelierte ebenfalls hoch positiv mit der Wintertemperatur (Abb. 1) und negativ mit den Tagen mit Schneedecke ( $r_s = -0,70$ ;  $p < 0,05$ ). Nichtbrütende territoriale Paare, die also keine Eier legten, korrelierten dagegen negativ mit der Apriltemperatur ( $r_s = -0,69$ ;  $p < 0,05$ ).

## b. Frühsommer

In einem zweiten Schritt wurden die Witterungsverhältnisse während des Brutzyklus mit den jährlichen Daten zum Brutgeschehen verglichen (KOSTRZEWA & KOSTRZEWA 1990). Die Zahl der ausgeflogenen Jungen/erfolgreichem Brutpaar hing von der Maitemperatur (Inkubationszeit,  $r_s = 0,76$ ;  $p < 0,02$ ) und der Junitemperatur (Nestlingszeit,  $r_s = 0,62$ ;  $p < 0,05$ ) ab. Die größte signifikante Abhängigkeit bestand zur Mai-Junitemperatur (Abb. 7). Zur Zahl der Regentage im Mai-Juni ergab sich ebenfalls mit den ausgeflogenen Jungen/erfolgreichem Brutpaar eine signifikante Korrelation ( $r_s = -0,72$ ;  $p < 0,05$ ).

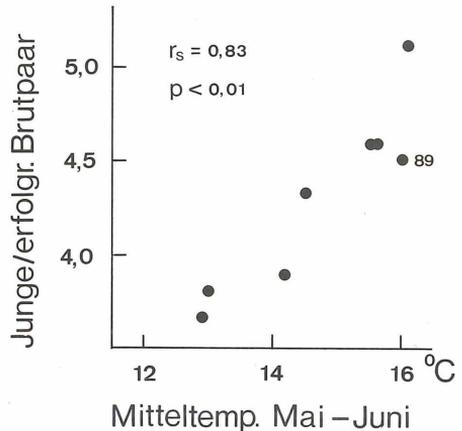


Abb. 7. Korrelation zwischen Junge/erfolgreichem Brutpaar und der mittleren Mai-Junitemperatur. Für den Zeitraum 1982-88 ergibt sich ohne den besonders warmen Frühsommer 1989 eine deutlich bessere Korrelation:  $r_s = 0,96$ ;  $p < 0,001$ . — Correlation between fledged young/successful breeding pair and mean temperature in Mai-June.

## Nahrung

Die Zusammensetzung der Nahrung schwankte in der Niederrheinischen Bucht. 1983, 86, 88 und 89 sind hauptsächlich Kleinsäuger und hier insbesondere »Mäuse« in die Brutnischen eingetragen worden. In den übrigen Jahren wurden auch häufig vorkommende Passeres bis zur Größe von Drosseln (Turdidae) gefressen. Eine einfache Bonitierung zeigt dies. Eine Aufteilung in Vögel und Kleinsäuger erschien hinreichend genau (KOSTRZEWA 1989: Tab. 6). 1983, 86, 88 und 89 galten daher als »Mäusejahre«.

Entgegen Beschreibungen in der Literatur (z. B. Korpimäki 1984, Reichholf 1977, Rockenbach 1968) fiel in meinem Gebiet auf, daß die Zahl der territorialen Paare und die Mäuseranzahl statistisch nicht signifikant, aber auch nicht vollständig unabhängig war ( $r_s = 0,32$ ; n. s.). Die begonnenen Bruten verlaufen zwar in etwa mit den territorialen Paaren parallel (Abb. 1), in ihrer Ausprägung lassen sich jedoch deutlich Unterschiede zur Zahl der territorialen Paare aufzeigen, da die begonnenen Bruten pro Jahr sehr viel stärker schwanken.

In Ergänzung zu KOSTRZEWA & KOSTRZEWA (1990: Daten 1982-88) waren nicht nur die Korrelationen zwischen dem Datum des Vollgeleges ( $r_s = -0,90$ ;  $p < 0,01$ ) und der Anzahl der ausgeflogenen Jungen/erfolgreichem Brutpaar ( $r_s = 0,73$ ;  $p = 0,02$ )

von der Mäuserangzahl abhängig, sondern unter Einbezug des Jahres 1989 wurden auch Korrelationen zur Zahl der begonnenen Bruten ( $r_s = 0,68$ ;  $p < 0,05$ ) und der Gelegegröße ( $r_s = 0,65$ ;  $p < 0,05$ ) signifikant. In den Daten bis 1988 ergaben sich bei den letzten beiden Variablen nur Trends auf dem 10% Niveau.

Zur Zahl der nichtbrütenden Paare ließ sich zur Mäuserangzahl ein Trend ( $r_s = -0,51$ ;  $p < 0,1$ ) feststellen.

### Multiple Analysen

Da biologische Freilanddaten in der Regel nicht normal verteilt sind, wurden bisher parameterfreie Tests benutzt, um Abhängigkeit zu überprüfen. Vom mathematischen Standpunkt ist es für eine multiple Regressionsanalyse nicht korrekt, Variablen, die nicht normal verteilt oder gar Rangziffern darstellen, zu verwenden. Die Analyse wurde trotzdem durchgeführt, weil zuvor adäquate statistische Tests angewandt wurden. Die multiple Regressionsanalyse sollte daher nur abschätzen, welche Parameter stärkeren Einfluß auf das Brutgeschehen haben: die Mäuserangzahl oder die Witterung.

Tab. 3. Ergebnisse der multiplen Regressionsanalysen: a.-f.) Zahl der territorialen Paare (TP) und begonnenen Bruten (BP) in Abhängigkeit zur Wintertemperatur (WT), Schneedecke (SCH) und Mäuserangzahl (MR). g.-i.) Zahl der ausgeflogenen Jungen/erfolgreichem Brutpaar (JUV/+BP) in Abhängigkeit mit der Mai-Junitemperatur (TMAIJU) und der Mäuserangzahl.

Multiple regression analyses: (a.-f.) number or territorial (TP) of laying pairs (BP) in the Kestrel in relation to winter temperature (WT), days with snowcover (SCH) and vole rank (MR). (g.-i.) number of fledged young/successful pair (JUV/+BP) in relation to Mai-June temperature (TMAIJU) and vole rank.

a.	$TP = 9,52 + 0,94WT^*$	$p = 0,02, R^2 = 0,63$
b.	$TP = 9,37 + 0,93WT^* + 0,07MR$	n.s., $R^2 = 0,63$
c.	$TP = 6,91 + 1,71WT + 0,09SCH - 0,8MR$	n.s., $R^2 = 0,71$
d.	$BP = 6,72 + 1,14WT^{**}$	$p = 0,004, R^2 = 0,78$
e.	$BP = 4,20 + 0,99WT^{**} + 1,24MR$	$p = 0,006, R^2 = 0,87$
f.	$BP = 4,41 + 0,92WT - 0,01SCH + 1,31MR$	$p = 0,03, R^2 = 0,87$
g.	$JUV/+BP = 0,17 + 0,19TMAIJU^{**}$	$p < 0,01, R^2 = 0,72$
h.	$JUV/+BP = 3,13 + 0,50MR^*$	$p < 0,03, R^2 = 0,57$
i.	$JUV/+BP = 0,77 + 0,14TMAIJU + 0,20MR$	$p < 0,03, R^2 = 0,77$

\*\*  $p < 0,01$ ; \*  $p < 0,05$ .

Für die territorialen Paare spielte die Wintertemperatur eine viel größere Rolle als die Schneedecke, die Mäuse hatten keinen Einfluß (Tab. 3a-c). Bei den Brutpaaren dagegen war die Nahrung und die Wintertemperatur ähnlich wichtig. Die Schneedecke war in diesem Fall bedeutungslos (Tab. 3d-f). Die Jungen/erfolgreichem Brutpaar wurden gegen Sommerwitterung und Nahrung getestet. Die Mäuserangzahl wie die Wettervariablen zeigten Signifikanzen (Tab. 3g-i).

Inwieweit Bruthabitat oder Brutplatz in diesen Beziehungen mit einwirkte, kann nicht getestet werden, da es sich hierbei um Daten pro Brutplatz handelt, im Gegensatz zu den in die multiple Statistik eingegangenen jährlichen Mittelwerte aller Paare.

## Bruthabitat

Daß das Bruthabitat einen Einfluß auf die Reproduktion bei Greifvögeln und Eulen haben kann, zeigten an quantitative Daten zuerst NEWTON et al. (1979), A. KOSTRZEWA (1986, 1987b, 1989 und in Vorb.) und KORPIMÄKI (1988).

Insgesamt wurden sechs Landschaftsvariablen pro Nistplatz (vgl. Tab. 1) erfaßt, die allesamt Flächenmaße darstellten. Diese sind mit den individuellen Brutdaten der betreffenden Horstplätze korreliert worden. Es konnten bisher 59 Bruthabitate bewertet werden, in denen mindestens ein Brutversuch stattfand.

Es ergaben sich zu den einzelnen Landschaftsvariablen verschiedene signifikante Korrelationen, die gemäß des zeitlichen Ablaufs der Brut behandelt wurden.

Bezüglich der Termine des ersten Eis und des Vollgeleges ergaben sich folgende Trends: Brutplätze, die in mehr besiedelten Bereichen liegen, wiesen frühere Legetermine auf (Tab. 4). Bei solchen, die mehr bewaldet sind, wird später gelegt (Tab. 4). Die Korrelationen sind schwach, da sie durch einen signifikanten Kalender-effekt überlagert wurden (s. Kap. 3.4, Abb. 3).

Die Gelegegröße nahm mit zunehmendem Anteil an offener Landschaft, die im Untersuchungsgebiet meistens mit intensiv genutzter Ackerfläche gleichzusetzen ist, ab (Tab. 4). Es gab, obwohl dies erwartet worden ist, keinerlei positive Abhän-

Tab. 4. Korrelationen von brutbiologischen Werten mit den Habitat- und Brutplatzvariablen. Correlations between breeding data (first egg, completed clutch, clutch size, hatched, fledged and died young per laying pair) and habitat- or nesting site variables.

	1. Ei	Termin Vollgelege	Gelege- größe	geschlüpfte Juv/BP	ausgeflog. Juv/BP	gestorbene Juv/BP
Bruthabitat						
BEBALAND	- 0,21 (*)	- 0,22 (*)			0,31 **	- <sup>1)</sup>
OFFELAND			- 0,30 *	- 0,25 (*)	- 0,32 **	-
WALDLAND	0,26 *	- 0,22 (*)		- 0,25 (*)		-
OFFEWALD					- 0,18 (*)	-
WIESEN						-
SONSTIGE						-
OFFSUMME			- 0,30 *	- 0,35 *	- 0,40 ***	-
Brutplatz						
HORSTHÖHE						- 0,41 *
GRUNDFLÄCHE					0,33 *	- 0,59 **
RAUMINHALT						- 0,42 *

(\*) < 0,1; \* < 0,05; \*\* < 0,01; \*\*\* < 0,001

<sup>1)</sup> nicht berechnet

gigkeit zur Fläche der Wiesen oder der Obstanbaufläche, die meist mit Gras unterwachsen sind. Das ist nur durch die sehr kleinen Flächenanteile erklärbar (> 5%), die diese ausmachen (vgl. Tab. 1).

Bei der Summe der offenen Landschaft, zu der dann auch die kleinen Anteile der Wiesen und des Obstanbaus gezählt wurden, trat die gleiche Beziehung wie schon zur Ackerlandschaft auf: je größer ihr Flächenanteil, desto kleiner die Gelege (Tab. 4).

Diese Trends und Signifikanzen setzten sich bei den geschlüpften (Tab. 4) und ausgeflogenen Jungen (Tab. 4) fort. Besonders bei letzteren sind zwei Korrelationen hoch signifikant: bei hohem menschlichem Siedlungsanteil nahm die Zahl der ausgeflogenen Jungen zu; bei großem Flächenanteil an offener Landschaft war er deutlich rückläufig. Im Trend zeigte sich, daß auch die Obstanbauflächen sich negativ auf den Bruterfolg auswirkten (s. o.).

### Brutplatz

Die Brutplätze in der Niederrheinischen Bucht befanden sich bis auf fünf Baumbruten nur an oder in Gebäuden. Es ergaben sich zu den Brutplatzvariablen verschiedene signifikante Korrelationen zu brutbiologischen Werten (Tab. 4).

Die Horsthöhe hatte keinerlei Einfluß auf die Zahl der ausgeflogenen Jungen/begonnener Brut, war aber signifikant in Bezug auf die Zahl der gestorbenen Jungen/begonnener Brut (Tab. 4).

Die Bedeutung der Grundfläche des Brutplatzes für den Bruterfolg wurde deutlich, als wiederholt beobachtet werden konnte, daß aus einer 20x30 cm (BxT) Nische jährlich ein bis drei Junge herausfielen. Nachdem wir einen größeren Kasten (50x50x50 cm) installierten, geschah dies nicht mehr. Auf diese Weise wurden insgesamt vier Brutnischen, bei denen dies möglich war, durch bauliche Maßnahmen vergrößert oder so verändert, daß die Gefahr eines Absturzes von Jungvögeln verringert worden ist. Die Zahl der ausgeflogenen Jungen/begonnener Brut korrelierte positiv mit der Grundfläche der Brutnische. Grundfläche und Rauminhalt hatten negative Auswirkungen auf die Zahl der überlebenden Jungen, d. h. in kleinen Nischen/Kästen kamen weniger Jungvögel zum Ausfliegen, bzw. die Zahl der verunglückten Nestlinge war größer (Tab. 4).

### 3.6 Modell der Populationsregulation

Das oben präsentierte Datenmaterial läßt sich zwanglos zu einem Fließdiagramm vereinigen (Abb. 8), ohne nicht belegbare Zusatzannahmen machen zu müssen. Den Ausgangspunkt bildet die weitgehend standorttreue Population der Turmfalken in der Niederrheinischen Bucht. Für die Standorttreue lassen sich zweierlei Belege heranziehen: (a) Ringfunde mehrjähriger Tiere und (b) Beobachtungen von Revieren über das ganze Jahr (KOSTRZEWA unveröff.). Harte Daten aus Zählungen liegen dann über die verschiedenen Populationsanteile vor, zum einen über die Zahl der territorialen Paare, die begonnenen Bruten und auch der nichtbrütenden Paare. Bei den begonnenen Bruten wurde der Brutverlauf und Erfolg sowie die möglichen Einflüsse beobachtet und quantifiziert. Der resultierende Bruterfolg der erfolgreichen Paare ergibt bezogen auf die verpaarte, territoriale Population die Reproduktionsrate. Über die Mortalität sind noch nicht genügend Werte erfaßt worden, so daß hier auf Daten der Vogelwarte Helgoland zurückgegriffen werden muß (Abb. 6).

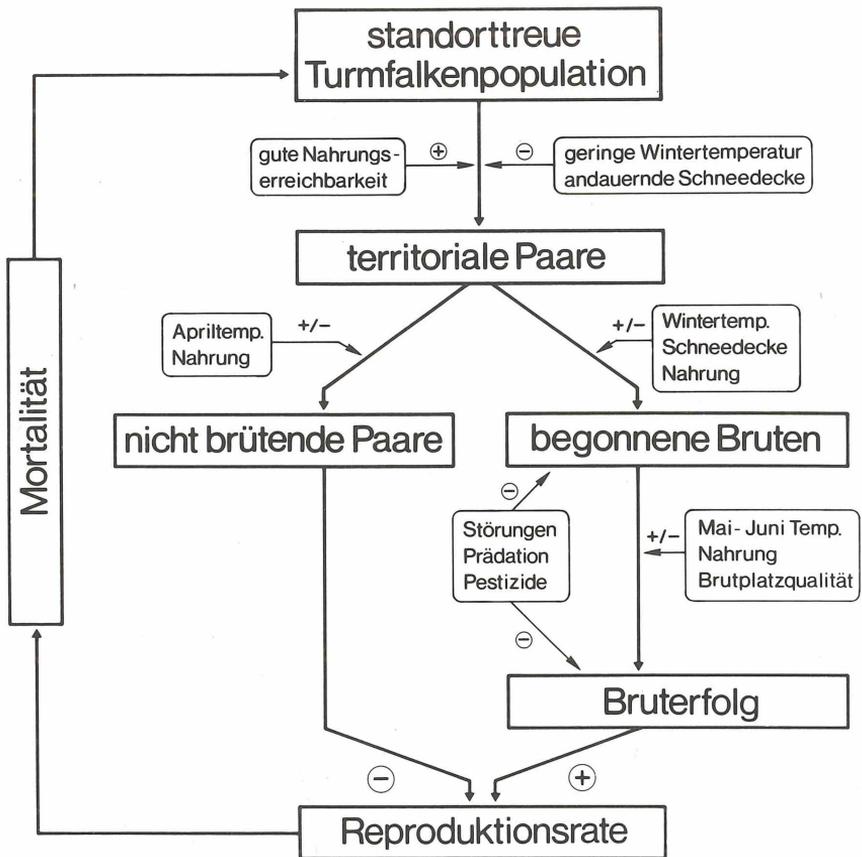


Abb. 8. Modell der Populationsregulation in der Niederrheinischen Bucht. — A model of population regulation in sedentary Kestrels in the Cologne study area.

#### 4. Diskussion

Die vorliegende Arbeit zeigt, daß die genaue Erfassung populationsrelevanter Parameter über acht Jahre (1982-89) ausreicht, die Veränderungen in der untersuchten Population nicht nur zu beschreiben, sondern auch in sich schlüssig zu erklären und in einem Modell zu vereinigen (Abb. 8). Im Folgenden werden Modell und Realität verglichen und mit Fakten, die teilweise bei anderen Greifvogelarten erarbeitet wurden, diskutiert.

##### Territoriale Paare

Die Zahl der territorialen Paare wird im wesentlichen durch die Winterwitterung beeinflusst, besonders niedrige Temperaturen und die Dauer der Schneedecke

spielen eine wichtige Rolle. Erhöhte Sterberaten durch Nahrungsmangel und Verhungern reduzieren die Zahl der Paare, wie Ringfunde zeigen (Abb.6). Die Winterwitterung beeinflusst ebenfalls die Dichte der Sperber in Südwest-Schottland (NEWTON & MARQUISS 1986). Beide Spezies haben ähnliche Körpermasse (150-300 g), daher sollten sie sensibler auf niedrige Temperaturen und Nahrungsmangel reagieren als nicht ziehende Greife mit höherer Körpermasse, wobei der Sperber als Vogeljäger gegenüber dem Turmfalken den Vorteil der besseren Nahrungserreichbarkeit hat (KOSTRZEWA & KOSTRZEWA 1991, NEWTON 1986). Damit erscheint für die Zahl der territorialen Paare die Körpermasse der bis zum März überlebenden Tiere von Ausschlag gebender Bedeutung. Nach Untersuchungen von CAVE (1968), NEWTON et al. (1983), VILLAGE (1983b) reguliert die Körpermasse die Hormonausschüttung der Weibchen mit und daher auch die Voraussetzung zur Brutbereitschaft. Bei Männchen des Buntfalken (*Falco sparverius*) ist der Androgentiter ebenfalls vom Körpergewicht abhängig, aber auch nicht brütende Tiere wären brutfähig (REHDER et al. 1988, Übersicht in LOFTS & MURTON 1973). Beim Sperber entscheidet die Qualität des Weibchens über den Bruterfolg (NEWTON 1985), dem Männchen kommt hauptsächlich die Nahrungsversorgung zu, die ihrerseits die Körperkondition des Weibchens bestimmt. Bestes Brutergebnis haben daher erfahrene Paare, die aus einem Männchen mit optimalem Jagderfolg und aus einem Weibchen im mittleren Alter, die die größten Gelege aufweisen, bestehen (NEWTON 1986).

Die verpaarten Turmfalken benötigen zum Befriedigen ihres Bruttriebes jeweils einen geeigneten Brutplatz. Dieser stellt in der Niederrheinischen Bucht keinen limitierenden Faktor dar, weil für maximal 17 Paare mindestens 18 verschiedene Gebäudenistplätze sowie fünf Baumnester und -höhlen in ausreichendem Abstand voneinander zur Verfügung stehen.

### Nichtbrütende Paare

Ein jährlich verschieden großer Anteil der territorialen Paare verbleibt im Stadium des Nichtbrütens (Abb.2). Hierfür kann die Apriltemperatur und die Nahrungserreichbarkeit verantwortlich gemacht werden. Da die Gelegemasse beim Turmfalken – ein 6er Gelege angenommen – 126 g (NEWTON 1979: Tab.18) beträgt, muß vor dem Legetermin nach VILLAGE (1983b) eine Gewichtszunahme des Weibchens gesichert sein. Bei einem ca. 260 g schweren Tier können 126 g nicht allein aus Körperreserven gebildet werden (LOFTS & MURTON 1973). Ihre Energieaufnahme (energy intake) liegt daher während der Legephase bis zu 35% über der des Winterdurchschnitts (MASMAN et al. 1986: 33). NEWTON et al. (1983) fanden, daß Sperberweibchen kurz vor dem Legen eine Massenzunahme von 15% erreichen müssen. Ähnliche Beobachtungen machten VILLAGE (1983b) und DIJKSTRA (1988) beim Turmfalken sowie HIRONS et al. (1984) beim Waldkauz. Sind die Männchen nicht in der Lage, ausreichend Nahrung zu beschaffen, dann kann der Brutzyklus im Vorbrutstadium enden.

## Begonnene Bruten

Die Zahl der begonnenen Bruten ergibt sich aus den territorialen Paaren abzüglich der nichtbrütenden Revierpaare. Wie für die territorialen Paare sind für die Brutpaare ebenfalls die Winterwitterung und die Nahrung (Abb.1) entscheidend. Der Legebeginn variierte in den einzelnen Jahren stark (Tab. 2). Nach den beiden milden Wintern 1987/88 und 1988/89 wurde jeweils sehr früh gelegt. Den größten Einfluß auf den Brutbeginn dürfte jedoch in Übereinstimmung mit MEIJER (1988) die Mäusehäufigkeit haben. Die Gelegegröße zeigt ebenfalls eine signifikante Abhängigkeit zur Nahrung und einen deutlichen Kalendereffekt (Кáп. 3.4), wie das auch bei anderen Greifvogelarten bekannt ist (für Rauhfußkauz KОРPIMÁKI 1987; für Sperber NEWTON 1986; für Rohrweihe — *Circus aeruginosus* SCHIPPER 1978; für Mäusebussard, Habicht, Rot- und Schwarzmilan — *Milvus milvus* und *M. migrans* SCHÖNBRODT & TAUCHNITZ 1987).

Untersuchungen zur individuellen Fitness und zum Alter der Brutvögel (vgl. VILLAGE 1985, 1989; NEWTON 1985) konnten nicht durchgeführt werden.

## Bruterfolg

Als ein weiteres Ergebnis läßt sich feststellen, daß der Erfolg brütender Paare im wesentlichen von drei Faktoren abhängt: der Fröhsommerwitterung, der Nahrung und der Qualität des Brutplatzes.

Die untersuchte Population brütete zu 92,5% in geschützten Brutnischen oder Kästen an Gebäuden. Daher spielt Regen für die Jungvögel nur eine mittelbare Rolle, weil durch längere Niederschläge die Nahrungserreichbarkeit und damit die Fütterungsrate gesenkt wird und die Jungen schnell an Gewicht verlieren (KOSTRZEWA & KOSTRZEWA 1987 und unveröff., Moss 1979). Der Bruterfolg wird sehr stark von der Temperatur im Mai und Juni (Abb. 7) bestimmt, was darin begründet sein kann, daß besonders die Nestlinge in den ersten Tagen nach dem Schlupf bei niedrigen Temperaturen, die oft mit schlechtem Wetter verbunden sind, rasch in ein Energiedefizit gelangen und auskühlen. Vier bis sechs schnell wachsende Junge können vom Weibchen nicht mehr vollständig bedeckt und gehudert werden. Ende Mai, Anfang Juni, wenn die Nestlinge noch klein sind, besteht eine große Empfindlichkeit gegenüber Kälte, da sie noch nicht über eine ausreichende Thermoregulation verfügen (KOSTRZEWA & KOSTRZEWA unveröff.).

Ferner haben statistisch absicherbare Beobachtungen ergeben, daß die Qualität des Brutplatzes die Zahl der ausgeflogenen Jungen mitbestimmt. Grundfläche und Bruterfolg sind gut korreliert. Nach Vergrößerung von zu kleinen Brutnischen (20x30 cm), aus denen vorher Nestlinge, die älter als 20 Tage waren, beim Training ihrer Flugmuskulatur herausfielen, trat dieses Problem nicht mehr auf. Abgestürzte Junge überleben in der Regel nicht. Selbst wenn sie unverletzt bleiben, verhungern sie, da sie nur unregelmäßig gefüttert werden oder schnell Beutegreifern zum Opfer fallen. Der Rauminhalt, hier besonders die Höhe, spielen eine geringere Rolle als die Grundfläche.

Einflüsse, die vom Habitat der um den Brutplatz liegenden Landschaft ausgehen, sind von den genannten Bruterfolg bestimmenden Größen am schwierigsten zu messen, aber wahrscheinlich auch am kleinsten in ihrer Auswirkung (Tab. 4). Weitere Untersuchungen bleiben einer späteren Analyse vorbehalten. Die Qualität des Bruthabitats bedeutet zunächst Nähe und Häufigkeit potentieller Jagdflächen und beeinflusst damit Nahrungsmenge und -erreichbarkeit, Parameter die beide nur schwer zu quantifizieren sind (RIJNSDORP et al. 1981, STINSON 1980).

Einzelbeobachtungen aus der Niederrheinischen Bucht zeigen, daß begonnene Bruten auch ungewollten Störungen z. B. Bautätigkeiten an einem Kirchturm und Brutplatzkonkurrenz sowie Prädatoren z. B. Waldkauz oder Schleiereule (*Tyto alba*) zum Opfer fallen können. Diese Einflüsse sind zufällig und statistisch betrachtet unabhängig von den gezeigten Zusammenhängen, die den Bruterfolg kontrollieren. Unveröffentlichte Ergebnisse der AG Populationsökologie des Turmfalken zeigen, daß vor allem Eulen den Bruterfolg einer Turmfalkenpopulation nachhaltig senken können, was für die Niederrheinische Bucht aber nicht zutrifft, da hier kaum Schleiereulen vorkommen.

Die Untersuchungen haben ergeben, daß weder Territorialität noch dichteabhängige Regulation die Zahl der territorialen Paare oder deren Reproduktion beeinflussen.

### Reproduktionsrate

Der Bruterfolg wird im Hinblick auf die Gesamtpopulation durch die Zahl der nichtbrütenden Paare geschmälert. Das Verhältnis von nichtbrütenden und brütenden Paaren sowie deren Erfolg bestimmen die Reproduktionsrate.

Eigene Ringfunde sowie die Untersuchung von NEWTON et al. (1982) belegen, daß die Phase des Selbständigwerdens der Jungvögel kritisch ist und daher im Juli/August ein erster Mortalitätsgipfel auftaucht, der zusammen mit der hohen Wintersterblichkeit (KOSTRZEWA & KOSTRZEWA 1991), die Ausgangsgröße für das nächste Frühjahr nachhaltig beeinflusst, wie die harten Winter 1984/85 und 1986/87 belegen (s. Abb. 1 und 6).

Auch in meinem Gebiet dispersieren die Jungvögel. Bisher konnte durch Farbberingung von 136 Nestlingen kein einziger Fall nachgewiesen werden, wo hier ausgeschlüpfte Turmfalken in darauffolgenden Jahren in meinem Gebiet zur Brut schritten. Dies kann als typisch betrachtet werden, da von mehr als tausend beringten Jungen in Bielefeld (HASENCLEVER mündl. Mitt.) nur knapp 1 % später brütend dort wieder gefunden wurden und stimmt auch mit den Ergebnissen von PETER & ZAUMSEIL (1982) überein.

### Mortalität

Der gezeigte Zusammenhang macht deutlich, daß der Winter als Mortalitätsfaktor auch in anderen Gebieten bedeutungsvoll sein muß, da die neu angesiedelten Paare durch Immigration ins Gebiet kommen müssen. VILLAGE (1990) bestimmte die

Turnover-Rate mit 59% in der mittelenglischen Agrarlandschaft. Dies bedeutet, daß in jedem Jahr etwas über die Hälfte der Männchen und Weibchen neu hinzukommen müssen.

Zusammenfassend kann man vermuten, daß außerhalb des Untersuchungsgebietes die Populationsregulation ebenfalls durch erhöhte Wintermortalität erfolgt, da jedes Jahr ein hoher Anteil neu hinzukommender Tiere die Gesamtdichte im Gebiet nicht entgegen der Winterwitterung verändert. Würde der gezeigte Zusammenhang für andere Turmfalkenpopulationen bezüglich Winterwitterung und Zahl der territorialen Paare nicht existieren, dürfte er aufgrund der allgemein hohen Turnover-Rate auch nicht für mein Gebiet nachweisbar sein. Gleichsinnige Populationsveränderungen wurden auch schon für ganz Europa in einer frühen Arbeit vermutet (KOSTRZEWA 1988).

#### 4.1 Vergleich der Populationsregulation in Mittel- und Nordeuropa

Das gezeigte Modell für die Populationsregulation der standorttreuen Turmfalken in der Niederrheinischen Bucht funktioniert im Prinzip wie das von Andrew VILLAGE erstellte für die ebenfalls standorttreuen Turmfalken der mittelenglischen Agrarlandschaft (VILLAGE 1990: Abb. 84). Diese Landschaft ähnelt meinem Gebiet sehr.

Auch hier sind die Überlebensrate im Winter sowie die Nahrungserreichbarkeit die entscheidenden Faktoren für die Turmfalkendichte im Frühjahr. Die Nahrung bestimmt hauptsächlich die Zahl der begonnenen Bruten. Dieses und mein Modell scheinen damit typisch für standorttreue Turmfalken in der Agrarlandschaft der gemäßigten Breiten, speziell den klimatisch günstigen Tieflagen Mitteleuropas.

Für die schneereichen Lagen der Mittelgebirge, wie der Schwäbischen Alb sowie Schottland und Skandinavien gilt eine andere Strategie, die VILLAGE und einige andere Bearbeiter (ROCKENBAUCH 1968, HAGEN 1969, LINKOLA & MYLLYMÄKI 1969) gleichsinnig beschreiben. Durch den Wegzug im Winter wird die Frühjahrspopulation hauptsächlich durch die Nahrungsgrundlage im Brutgebiet bestimmt, da die Überlebensrate durch die Dismigration nicht vom Brutgebiet selbst abhängt.

Es wird also deutlich, daß hier zwei unterschiedliche Strategien genutzt werden, die augenscheinlich der geographischen Breite, der jeweiligen Höhenstufe und damit den klimatischen Verhältnissen sowie der Nahrungsverfügbarkeit angepaßt sind. Dies ist bei einer so weit verbreiteten Art, wie dem Turmfalken, zu erwarten, da sein Verbreitungsgebiet außer dem europäischen Raum auch weite Teile Asiens, Indiens (auch im Himalaya) und Afrikas umfaßt (vgl. CRAMP & SIMMONS 1980).

## Literatur

- BROWN, D. & P. ROTHERY (1978): Randomness and local regularity of points in a plane. *Biometrika* 65: 115-122. — BÜHLER, U., R. KLAUS & W. SCHLOSSER (1987): Brutbestand und Jungenproduktion des Habichts (*Accipiter gentilis*) in der Nordostschweiz 1979-1984. *Orn. Beob.* 84: 95-110. — CAVE, A. J. (1968): The breeding of the Kestrel (*Falco tinnunculus* L.) in the reclaimed area Oostelijk Flevoland. *Netherlands J. Zool.* 18: 313-407. — CRAMP, S. & K. E. L. SIMMONS (1980): Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. The birds of the western Palaearctic. Vol. 2: Hawks-Bustards. Acad. Press, Oxford. — Deutscher Wetterdienst (1960): Klimaatlas von NRW. Selbstverlag Deutscher Wetterdienst, Offenbach a. M. — DIJKSTRA, C. (1988): Reproductive tactics in the Kestrel. (*Falco tinnunculus*). A. Study in evolutionary biology. Doctoral Thesis. Univ. Groningen. — EXO, M. (1987): Das Territorialverhalten des Steinkauzes (*Athene noctua*) — eine verhaltensökologische Studie mit Hilfe der Telemetrie. Diss. Univ. Köln. — HAGEN, Y. (1969): (Norwegian studies on the reproduction of birds of prey and owls in relation to micro-rodent population fluctuations). *Fauna* 22: 73-126. Norwegisch mit engl. Summary. — HALLER, H. (1982): Raumorganisation und Dynamik einer Population des Steinadlers (*Aquila chrysaetos*) in den Zentralalpen. *Orn. Beob.* 79: 163-211. — HIRONS, G. J. M., A. R. HARDY & P. I. STANLEY (1984): Body weight, gonad development and moult in the Tawny Owl (*Strix aluco*). *J. Zool. London.* 202: 145-164. — KORPIMÄKI, E. (1981): On the ecology and biology of Tengmalm's Owl (*Aegolius funereus*) in Southern Ostrobothnia and Suomenselkä, western Finland. *Acta Univ. Oulu A* 118. *Biol* 13: 1-84. — KORPIMÄKI, E. (1984): Population dynamics of birds of prey in relation to fluctuations in small mammal population in western Finland. *Ann. Zool. Fennici* 21: 287-293. — KORPIMÄKI, E. (1987a): Timing of breeding of Tengmalm's Owl (*Aegolius funereus*) in relation to vole dynamics in western Finland. *Ibis* 129: 58-68. — KORPIMÄKI, E. (1988): Effects of territory quality on occupancy, breeding performance and breeding dispersal in Tengmalm's Owl. *J. Anim. Ecol.* 57: 97-108. — KOSTRZEWA, A. (1986): Quantitative Untersuchungen zur Ökologie, Habitatnutzung und Habitattrennung von Mäusebussard (*Buteo buteo*), Habicht (*Accipiter gentilis*) und Wespenbussard (*Pernis apivorus*) unter Berücksichtigung von Naturschutzmanagement und Landschaftsplanung. Diss. Univ. Köln. — KOSTRZEWA, A. (1987a): Einflüsse des Wetters auf Siedlungsdichte und Fortpflanzung des Wespenbussards (*Pernis apivorus*). *Vogelwarte* 34: 33-46. — KOSTRZEWA, A. (1987b): Quantitative Untersuchungen zur Habitattrennung von Mäusebussard (*Buteo buteo*), Habicht (*Accipiter gentilis*) und Wespenbussard (*Pernis apivorus*). *J. Orn.* 128: 209-229. — KOSTRZEWA, A. (1989): Zur Nisthabitatwahl bei Greifvögeln: Einflüsse auf die Wahl des Brutplatzes und Auswirkungen auf den Bruterfolg. *Laufener Seminarbeitr.* 1/89. *Akad. Natursch. Landschaftspfl. (ANL). Laufen/Salzach* 1989. — KOSTRZEWA, A. & R. KOSTRZEWA (1988): Bestandstrends der Greifvögel (Falconiformes) in der Niederrheinischen Bucht. *J. Orn.* 129: 457-461. — KOSTRZEWA, A. & R. KOSTRZEWA (1990): Relationship of spring and summer weather to density and breeding performance of the Common Buzzard (*Buteo buteo*), Goshawk (*Accipiter gentilis*) and Kestrel (*Falco tinnunculus*). *Ibis* 550-559. — KOSTRZEWA, R. (1985): Arbeitsanleitung für Bestandsaufnahmen und Brutkontrollen beim Turmfalken (*Falco tinnunculus*) als Voraussetzung für populationsökologische Untersuchungen. *Vogelwelt* 106: 188-191. — KOSTRZEWA, R. (1988): Die Dichte des Turmfalken (*Falco tinnunculus*) in Europa: Übersicht und kritische Betrachtung. *Vogelwarte* 34: 216-224. — KOSTRZEWA, R. (1989): Achtjährige Untersuchungen zur Brutbiologie und Ökologie des Turmfalken (*Falco tinnunculus*) in der Niederrheinischen Bucht im Vergleich mit verschiedenen Gebieten in der Bundesrepublik Deutschland und West-Berlin. Diss. Univ. Köln. — KOSTRZEWA, R. & A. KOSTRZEWA (1987): Zur Jugendentwicklung des Turmfalken (*Falco tinnunculus*) — ein Altersbestimmungsschlüssel. *Ökol. Vögel* 9: 119-125. — KOSTRZEWA, R. & KOSTRZEWA, A. (1991): Winter weather, spring and summer density and subsequent breeding success of the Eurasian Kestrel (*Falco tinnunculus*), Common Buzzard (*Buteo buteo*) and Northern Goshawk (*Accipiter gentilis*). *Auk* 108. — KURTH, D. (1970): Der Turmfalke (*Falco tinnunculus*) im Münchener Stadtgebiet. *Anz. orn. Ges. Bayern* 9: 2-12. — LINK, H. (1986): Untersuchungen am Habicht (*Accipiter gentilis*). DFO-Schriftreihe 2: 1-95. Blomberg. — LINKOLA, P & A. MYLLYMÄKI (1969): Der Einfluß der Kleinsäugerfluktuationen auf das Brüten einiger kleinsäugerfressender Vögel im südlichen Häme, Mittelfinnland 1952-1966. *Ornis Fennica* 46: 45-78. — LOFTS & MURTON (1973): Reproduction in Birds. In: D. S. FARNER, J. R. KING & K. C. PARKES — *Avian Biology*, Volume 3. Acad. Press, Princeton. — MASMAN, D. (1986): The Annual cycle of the Kestrel. Doctoral Thesis. Univ. Groningen. — MASMAN, D., M. GORDIJN, S. DAAN & C. DIJKSTRA (1986): Ecological energetics of the Kestrel: field estimates of energy intake throughout the year. *Ardea* 74: 24-39. — MEIJER, T. (1988): Reproductive

decisions in the Kestrel (*Falco tinnunculus*). A study in physiological ecology. Doctoral Thesis, Univ. Groningen. — MOSHER, J. A., K. TITUS & M. R. FULLER (1987): Habitat sampling, measurement and evaluation. In: B. A. GIRON PENDLETON, B. A. MILLSAP, K. W. CLINE & D. M. BIRD (eds): Raptor management techniques manual National Wildlife Federation. Washington, D. C. XIII, 420p. — MOSS, D. (1979): Growth of nestling Sparrowhawks (*Accipiter nisus*). J. Zool. London 187: 297-314. — MÜLLER-MINY, H. (1961): Die Abgrenzung der Kölner Bucht als geographisches Problem. In: Köln und die Rheinlande. Festschrift zum 33. Geographentag, Köln: 25-31. Franz Steiner Verlag, Wiesbaden. — NEWTON, I. (1979): Population ecology of raptors. Poyser, Berkhamsted. — NEWTON, I. (1985): Lifetime reproductive output of female Sparrowhawks. J. Anim. Ecol. 54: 241-253. — NEWTON, I. (1986): The Sparrowhawk. Poyser, Calton. — NEWTON, I. (1988): A key factor analysis of a Sparrowhawk population. Oecologia 76: 588-596. — NEWTON, I. & M. MARQUISS (1986): Population regulation in Sparrowhawks. J. Anim. Ecol. 55: 463-480. — NEWTON, I., M. MARQUISS & D. MOSS (1979): Habitat, female age, organochlorine compounds and breeding of European Sparrowhawks. J. Appl. Ecol. 16: 777-793. — NEWTON, I., A. A. BELL & I. WYLLIE (1982): Mortality of Sparrowhawks and Kestrels. British Birds 75: 195-204. — NEWTON, I., M. MARQUISS & A. VILLAGE (1983): Weights, breeding and survival in European Sparrowhawks. Auk 100: 344-354. — PETER, H.-U. & J. ZAUMSEIL (1982): Populationsökologische Untersuchungen an einer Turmfalkenkolonie (*Falco tinnunculus*) bei Jena. Ber. Vogelwarte Hiddensee 3: 5-17. — REHDER, N. B., D. M. BIRD & L. M. SANFORD (1988): Plasma androgen levels and body weights for breeding and nonbreeding male American Kestrels. Condor 90: 555-560. — REICHHOLF, J. (1977): Mehrjährige und jahreszeitliche Häufigkeitsschwankungen beim Turmfalken (*Falco tinnunculus*). Anz. orn. Ges. Bayern 16: 191-196. — RIJNSDORP, A., S. DAAN & C. DIJKSTRA (1981): Hunting in the Kestrel (*Falco tinnunculus*) and the adaptive significance of daily habits. Oecologia 50: 391-406. — ROCKENBAUCH, D. (1968): Zur Brutbiologie des Turmfalken (*Falco tinnunculus*). Anz. orn. Ges. Bayern 8: 277-276. — SCHIPPER, W. J. A. (1978): A comparison of breeding ecology in three European harriers (*Circus*). Ardea 66: 77-102. — SCHÖNBRODT, R. & H. TAUCHNITZ (1987): Ergebnisse 10-jähriger Planberingung von jungen Greifvögeln in den Kreisen Halle, Halle-Neustadt und Saalkreis. Populationsökologie Greifvögel- und Eulenarten 1: 67-84. — SOUTHERN, H. N. (1970): The natural control of a population of Tawny owls (*Strix aluco*). J. Zool. Lond. 162: 197-285. — STINSON, C. (1980): Weather dependent foraging success and sibling aggression in Red-tailed Hawks in central Washington. Condor 82: 76-80. — VILLAGE, A. (1983a): The role of nest-site availability and territorial behaviour in limiting the breeding density of Kestrels. J. Anim. Ecol. 52: 635-645. — VILLAGE, A. (1983b): Body weights of Kestrels during the breeding cycle. Ringing and Migration 4: 167-174. — VILLAGE, A. (1985): Turnover age and sex ratio of Kestrels (*Falco tinnunculus*) in South Scotland. J. Zool. London. (A) 206: 175-189. — VILLAGE, A. (1989): Factors limiting European Kestrel (*Falco tinnunculus*) in different habitats. pp. 193-202. In: MEYBURG, B. U. & R. D. CHANCELLOR (eds) — Raptors in the modern World. Proceedings of the III World Conference on Birds of Prey. Eilat, Israel, 22-27 March. World Working Group on Birds of Prey and Owls; Berlin, London, Paris. — VILLAGE, A. (1990): The Kestrel. Poyser, Calton.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Ökologie der Vögel. Verhalten Konstitution Umwelt](#)

Jahr/Year: 1991

Band/Volume: [13](#)

Autor(en)/Author(s): Kostrzewa Renate

Artikel/Article: [Populationsregulation des Turmfalken \(\*Falco tinnunculus\*\) in der Niederrheinischen Bucht 137-157](#)